

## LES PRINCIPAUX TYPES D'ASCOCARPES : LEUR ORGANISATION ET LEUR ÉVOLUTION

par Marius CHADEFAUD\*

RÉSUMÉ. — Deux notions, celle de carpocentre et celle de gynocarpe, celle-ci nouvelle, permettront de ramener l'organisation de tous les ascocarpes aux variantes d'un type fondamental unique.

SUMMARY. — The two notions of «carpocentre» and «gynocarpe» (the second one is new) will let reducing the ascocarp organization to the variants of a single fundamental type.

Dans la préface de notre ouvrage de 1960 sur *«Les Végétaux non vasculaires»*, nous faisons remarquer combien nos chapitres sur les Ascomycètes nous laissaient insatisfait. Cela était particulièrement vrai concernant les ascocarpes (qu'il n'était guère utile de rebaptiser «ascomes», comme on le fait maintenant), dont l'anatomie, et surtout l'ontogénie, n'avaient pas encore été suffisamment étudiées. Mais depuis lors, ils ont fait l'objet de nouvelles recherches de la part d'auteurs tels que LUTTRELL (1951) et parmi lesquels nous nous permettrons de citer nos élèves et amis : Mmes PARGUEY-LEDUC (1966 à 1973); LETROUIT-GALINOU (1966); JANEX-FAVRE (1970), et M. BELLEMERE (1967). Ces recherches, en grande partie ontogéniques, permettent une meilleure compréhension de l'organisation et de l'évolution des ascocarpes, objet du présent mémoire. Avant d'aborder celui-ci, nous noterons que cette évolution a été complexe et polyphylétique, avec d'importants parallélismes entre phylums

---

\* Laboratoire de Cryptogamie, Université Paris VI, 9 Quai St.-Bernard, 75005 Paris (France).

différents. Mais envisager en détail ce polyphylétisme serait faire œuvre de systématicien, ce qui ne sera pas notre but<sup>1</sup>.

### *Première partie*

## GYNOCARPES ET CARPOCENTRES

### A. — LA NOTION DE GYNOCARPE

La première idée que nous allons développer est que chaque ascocarpe dérive d'une fructification sexuelle femelle, qu'on retrouve aussi chez les Basidiomycètes, et que nous nommerons le **gynocarpe**.

Fondamentalement (fig. 1), cette fructification est constituée par ce que nous avons appelé, en 1960, un **carpocentre**, contenant un **complexe fertile**

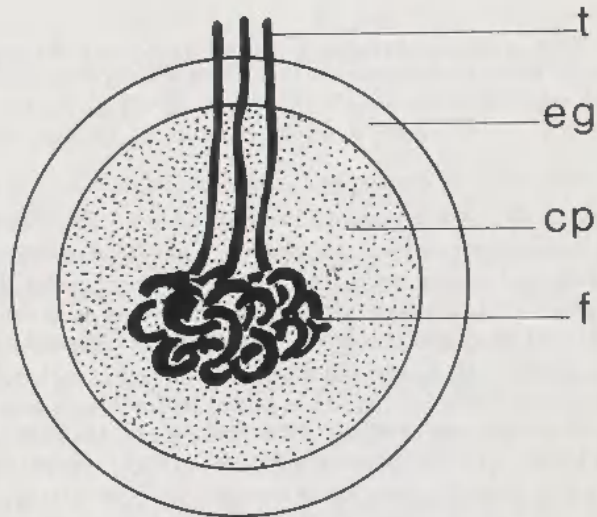


Fig. 1. — Gynocarpe (schéma); cp : carpocentre; eg : enveloppe gynocarpique; f : complexe fertile femelle (= complexe ascogonial chez les Ascomycètes); t : trichogyne.

1. Les interprétations proposées dans le présent mémoire diffèrent assez souvent, et parfois beaucoup, de celles qu'on a pu trouver dans notre ouvrage de 1960, cela en raison des données acquises depuis ce temps-là. D'autre part, on notera que les termes tels que ascothéciens, discopodiens, parathéciens, etc. que nous utilisons, ont une valeur descriptive, anatomique ou ontogénique, mais non systématique. Nous ne les proposons pas comme termes d'un système taxinomique.

**femelle**, et entouré d'une enveloppe : l'**enveloppe gynocarpique**. Le complexe fertile contient les cellules fécondables, desquelles partent des **trichogynes**, ceux-ci développés vers le sommet de la fructification, dont sort leur extrémité. Le carpocentre est (en principe) constitué par un tissu nourricier, mais en fait le tissu carpocentral varie selon les groupes. La fécondation est (en principe) l'œuvre de **spermaties** (= microconidies fécondantes) que captent les trichogynes; il y a donc une **trichogamie**, comparée depuis longtemps (SACHS, 1874) à celle des Floridées, Algues rouges auxquelles les Ascomycètes semblent apparentés (cf. CHADEFAUD, 1975), mais en fait il y a aussi de nombreuses variantes; il peut ne pas y avoir de fécondation; il y a alors **apogamie**.

Les spermaties sont produites par des fructifications sexuelles mâles, ou **androcarpes**, dont les plus typiques sont des **spermogonies**, mais là aussi les variantes sont nombreuses.

## B. — LES TYPES DE GYNOCARPES

En réalité, les gynocarpes ne sont pas tous exactement du type schématisé sur la fig. 1. L'étude des Ascomycètes montre en effet qu'il existe (fig. 2) :

- 1) des gynocarpes discoïdes à carpocentre unique (A);
- 2) des gynocarpes également discoïdes, mais à carpocentres multiples (B);
- 3) des gynocarpes plus ou moins globuleux, à carpocentre unique (C).

D'autre part, discoïdes ou globuleux, les gynocarpes des Ascomycètes ont en principe une **structure palissadique**. En outre, ils peuvent être portés par un réceptacle ou socle, au contraire plectenchymateux (fig. 2, A). Enfin, il est fréquent qu'ils aient l'aspect d'un stroma : ce sont alors des gynocarpes stromatoïdes, ou ascostromas.

## C. — LE GYNOCARPE DES BASIDIOMYCETES

Parmi ces Champignons, un gynocarpe typique n'est connu que chez les Urédinales, chez lesquelles il est représenté par les **pro-écies** (fig. 3, A) dans chacune desquelles naît et se développe une **écie**, génératrice d'**éciospores**.

Cette pro-écie est un gynocarpe du type globuleux, à carpocentre unique, dans lequel le complexe fertile n'est que rarement pourvu de trichogynes (cf. CHADEFAUD, 1971, *Gymnosporangium sabiniae*) et les cellules fécondables non distinctes. Avec ou sans fécondation, elles engendrent l'écie, qui a la valeur d'un **pro-sporophyte**, comparable aux carpo-sporophytes des Floridées, et producteur des éciospores, comparables aux carpospores de celles-ci. Ces éciospores sont dicaryotiques; après libération, elles engendrent les **basidio-sporophytes** qui, comparables aux tétrasporophytes des Floridées, sont dicaryotiques comme les éciospores, et produisent les téliospores, génératrices des basides.

La fécondation, quand elle a lieu, est assurée par des spermaties, issues de spermogonies. Mais en fait il y a de nombreuses variantes et beaucoup d'es-

pèces n'ont même pas de gynocarpe.

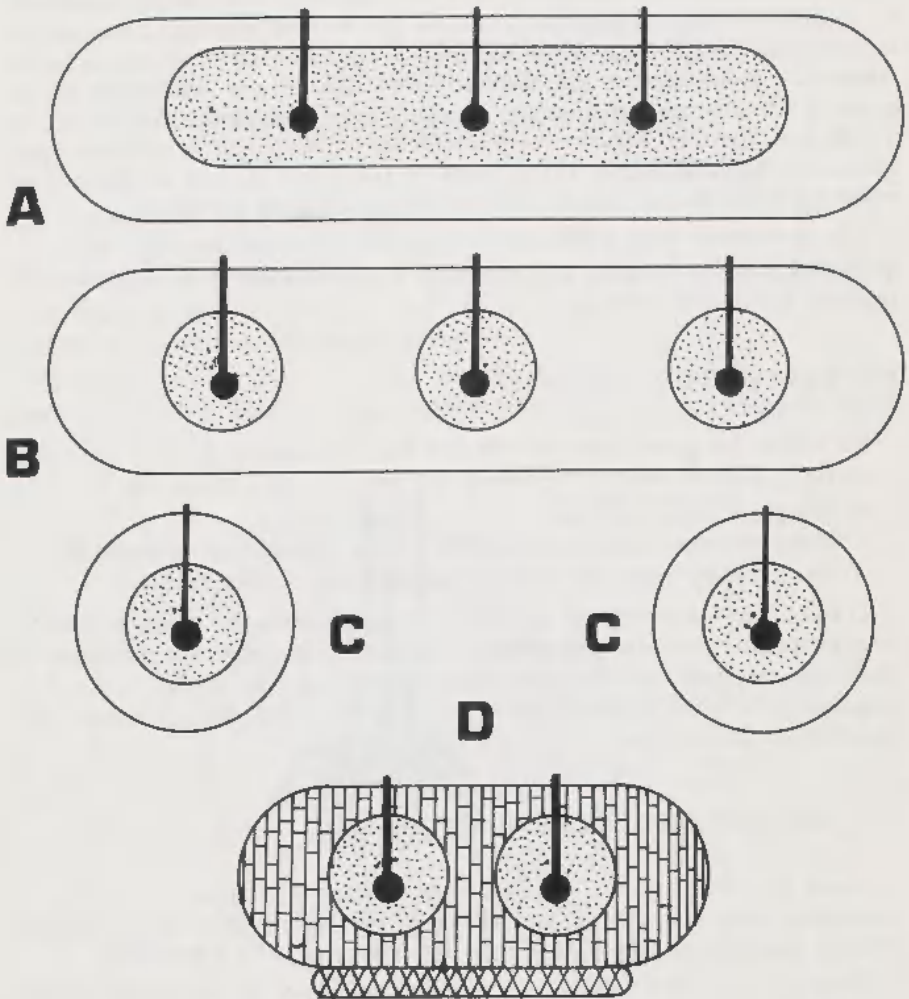


Fig. 2. — Types de gynocarpes (schémas); A : type discoïde à carpocentre unique (cf. *Dothiora*, fig. 4, A et B); B : type discoïde à carpocentres multiples (cf. *Dothidea*); C : type globuleux ou sub-globuleux à carpocentre unique (cf. fig. 3); D : gynocarpe palissadique sur réceptacle (socle) plectenchymateux.

#### D. — LE GYNOCARPE DES ASCOMYCETES.

Tel qu'il est représenté sur la fig. 3, B (*Mycosphaerella populi*; dessin de PARGUEY-LEDUC, 1966), il a une organisation comparable à celle des pro-

écies, mais dans le complexe fertile les cellules fécondables sont distinctes. Elles portent chacune un trichogyne, et leur fécondation est l'œuvre de spermatis, issues de spermogonies (cf. HIGGINS, 1936; *Mycosphaerella tulipiferae*).

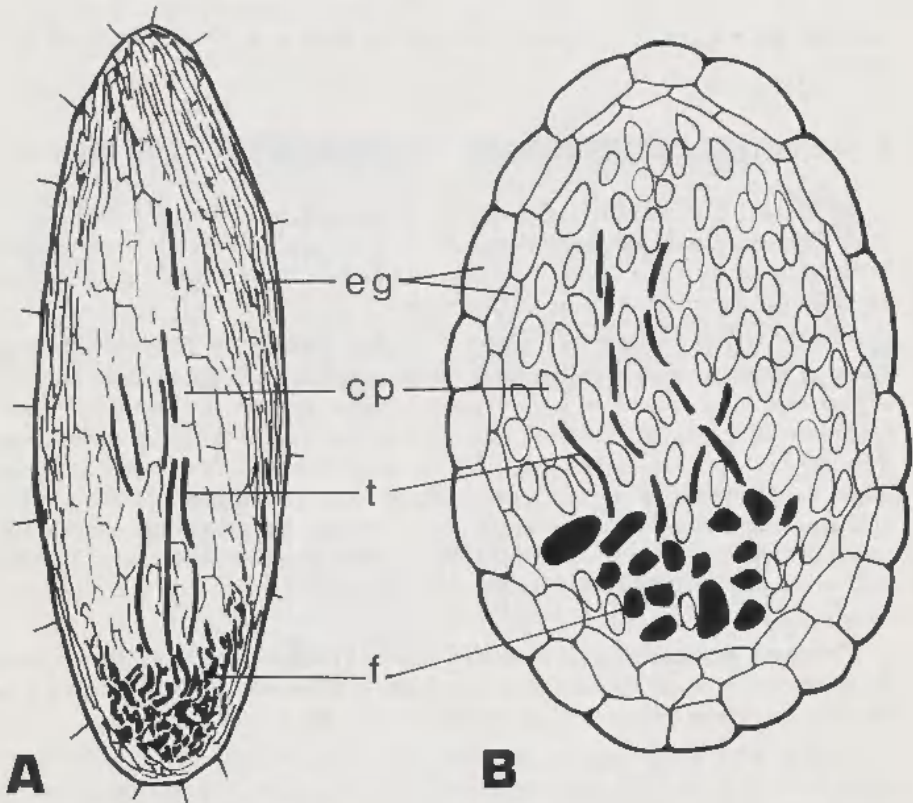


Fig. 3. — Gynocarpes d'une Urédinale (pro-écie du *Gymnosporangium sabinæ* : A) et d'un Ascomycète (*Mycosphaerella populi* : B), l'un et l'autre de type globuleux à carpo-centre unique (A, d'après CHADEFAUD; B, d'après PARGUEY-LEDUC); cp : carpo-centre formé de cellules nourricières; eg : enveloppe gynocarpique; f : complexe fertile femelle; t : trichogyne.

Les cellules fertiles sont les **cellules ascogoniales**, ou **ascogones**; le complexe fertile est donc un **complexe ascogonial** d'ailleurs souvent réduit à un ascogone unique, qui lui-même peut être dépourvu de trichogyne. Fécondés ou non, les ascogones engendrent, sur place, un **appareil sporophytique**, dans lequel on peut retrouver (en principe) un **pro-sporophyte** (micro-haploïde), puis un **asco-sporophyte** (dicaryotique), celui-ci générateur des asques. Ces deux phases

sporophytiques correspondent à celles des Urédinales, donc aussi des Floridées, mais elles sont bloquées en un appareil unique, dans lequel, sauf très rares exceptions (g. *Dothidea*), le pro-sporophyte ne produit pas de spores : il engendre l'asco-sporophyte sur place, sans sporuler (cf. CHADEFAUD, 1960).

En même temps que se développent l'appareil sporophytique, puis que se forment les asques, le gynocarpe devient un **ascocarpe** (= périthèce ou apothécie).

#### E. — LE GYNOCARPE PRIMITIF (?) : ASCOMYCETES DU *G. DOTHIORA*.

En réalité, le gynocarpe représenté sur la fig. 3, B, est, pour les Ascomycètes, d'un type probablement évolué (fig. 2, C). Il est probable que le type primitif est le type discoïde (fig. 2, A), à carpocentre unique, observable chez les *Dothiora* (et les genres voisins, tels que les *Bagnisiella*).

Celui-ci (fig. 4, A et B) a l'aspect d'un petit stroma (= ascostroma) rond, aplati et noir, à structure palissadique. Intérieurement, il comporte trois couches superposées : une couche tectale mélanisée, épaisse, une couche basale également mélanisée, mais plus mince; entre les deux une couche intermédiaire au contraire hyaline. Les couches tectale (tectum) et basale forment l'**enveloppe gynocarpique** dans laquelle la structure **palissadique** demeure typique; la couche intermédiaire représente le **carpocentre**, au contraire **paraphysoïde**, c'est-à-dire formé de filaments sans extrémités libres (elles sont attachées aux couches de l'enveloppe), et de plus anastomosées entre elles, ce qui donne un réseau paraphysoïde.

L'appareil ascogonial, puis l'appareil sporophytique, sont logés dans la base de ce réseau; ensuite les asques se développent dans celui-ci, vers le haut; à la fin, cela donne une palissade d'asques, séparés par des éléments du réseau.

Sous un aspect différent, on retrouve ainsi, chez les *Dothiora*, une structure comparable à celle des gynocarpes des fig. 1 et 2. C'est à partir de là que va être envisagée l'évolution de celle des autres Ascomycètes, c'est-à-dire des **Pyrenomycètes** et des **Discomycètes**, évolution qui, nous l'avons déjà dit, a été complexe et polyphylétique.

#### F. — GYNOCARPE PRIMITIF, CONIDIOCARPES ET NÉMATHÉCIES.

Comme nous l'avons fait remarquer en 1965, le gynocarpe des *Dothiora* peut être comparé aux conidiocarpes du *Coryneum kunzei*, qui est un pachyacervule, c'est-à-dire un acervule à réceptacle épais, comprenant (fig. 4, C) : 1. ce réceptacle, comparable à la couche basale de l'enveloppe gynocarpique des *Dothiora* (fig. 4, A); 2. sur ce réceptacle, une palissade de filaments dressés, correspondant à la palissade paraphysoïde de la couche carpocentrale. Toutefois, ces filaments ne sont pas coalescents; certains se terminent par une macroconidie; les autres sont des paraphyses; il n'y a pas de couche tectale. Si le gynocarpe

des *Dothiora* donne réellement une idée de ce qu'a pu être primitivement le gynocarpe des Ascomycètes. le conidiocarpe du *Coryneum* peut donc donner une idée de ce qu'a pu être, parallèlement, l'archétype de leurs conidiocarpes, à partir duquel ceux-ci ont évolué.

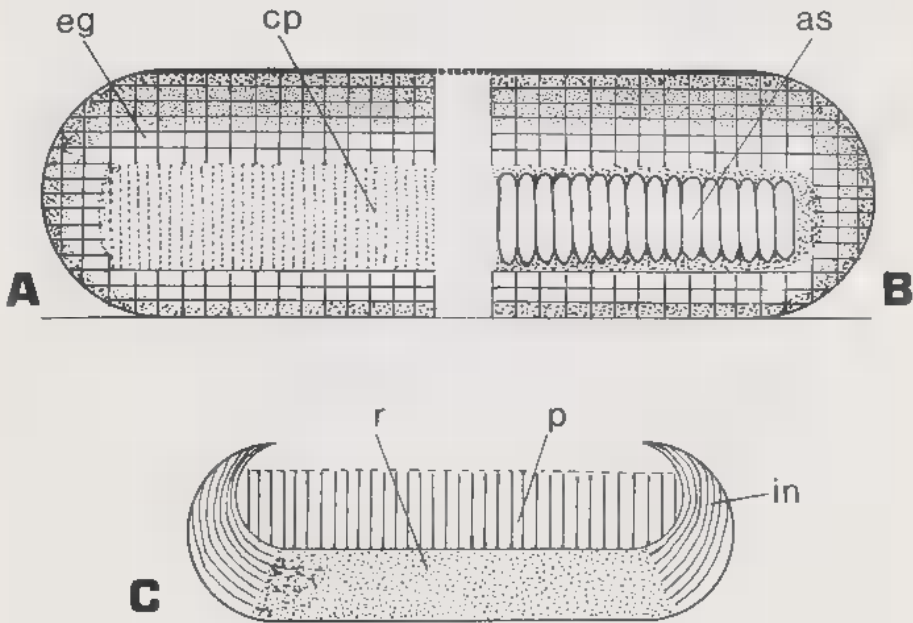


Fig. 4. — Gynocarpe (A) et ascocarpe (B) d'un *Dothiora*. En A, enveloppe gynocarpique (eg) palisadique et carpocentre (cp) paraphysoïde (devenant réticulé); en B, asques (as). Au-dessous, en C, pour comparaison, pacy-acervule d'un *Coryneum* (schéma) avec réceptacle (r), palissade (p) et involucre (in).

D'autre part, nous avons aussi fait remarquer que cet archétype, comme celui des gynocarpes, peut être comparé aux **némathécies** de diverses Floridées Gigartinales (telles que les *Gymnogongrus*) ou Cryptonémiales (telles que les *Polyides*), organes reproducteurs qui se forment sur le thalle de ces Algues et ont la forme de coussinets, essentiellement constitués par une palissade de filaments dressés, serrés mais non coalescents. Dans les némathécies à tétraspores, les cellules de ces filaments deviennent des tétrasporocystes, à sporulation **endogène** : leur contenu se divise en quatre tétraspores, qui ensuite sont émises.

La comparaison de ces némathécies avec les gynocarpes primitifs, également palissadiques, vient à l'appui de l'idée d'une certaine parenté possible des Asco-

mycètes avec les Algues rouges, rappelée plus haut.

## G. — COMPLEXE FERTILE FEMELLE DANS LES GYNOCARPES.

D'après la fig. 1, chaque gynocarpe devait, fondamentalement, contenir un complexe fertile femelle, d'où partaient des trichogynes. Sur la fig. 3, on voit qu'un tel complexe existe encore chez les Urédinales (A), mais que par contre chez les *Mycosphaerella* (B), il s'est simplifié. Chez la plupart des autres Ascomycètes (et déjà chez les *Dothidea*), cette simplification l'a réduit à un ensemble d'ascogones séparés ou même à un filament ascogonial unique, avec son trichogyne. En même temps qu'une évolution des gynocarpes et des ascocarpes, il semble donc y avoir eu une évolution, d'ailleurs complexe, de l'appareil ascogonial qu'ils contiennent.

Dans ce qui va suivre, nous étudierons successivement :

1. Les ascocarpes des **Discomycètes** ou **discocarpes**;
2. ceux des **Pyrénomycètes**, ou **pyrénocarpes**.

De plus, nous considérerons que les ascocarpes périsporiés (sans orifice) ou plectascés (asques disposés sans ordre) n'appartiennent pas à des Ascomycètes primitifs, comme on l'admet souvent. Selon nous (et aussi CAIN, 1951), ce sont des discocarpes ou des pyrénocarpes modifiés par une évolution régressive.

## BIBLIOGRAPHIE

- BELLEMERE A., 1967 — Contribution à l'étude du développement de l'apothécie chez les Discomycètes Inoperculés. *Bull. Soc. Mycol. Fr.* 83 : 393-931.
- CAIN R.F., 1959 — The Plectascales and Perisporiales in relation to the evolution of the Ascomycetes. *9ème Congrès de Bot., Montréal II*, p. 56.
- CHADEFAUD M., 1960 — Les Végétaux non vasculaires. T. I du *Traité de Botanique* de M. CHADEFAUD et L. EMBERGER, 1960 (Paris, Masson éd.).
- CHADEFAUD M., 1965 — Sur le *Coryneum kunzei* Corda. *Bull. Soc. Myc. Fr.* 81 : 120-164.
- CHADEFAUD M., 1971 — Sur les pro-écies et les trichogynes des Urédinales. *C. R. Ac. Sci. Paris* 272 : 1620-1622.
- CHADEFAUD M., 1975 — L'origine para-floridéenne des Eumycètes. *Ann. Sc. Nat. Bot. et B.V.*, 16 : 217-247.
- HIGGINS B.B., 1936 — Morphology and life history of some Ascomycetes with special reference to the presence and function of spermatia. *Amer. J. Bot.* 23 : 598-602.



- JANEX-FAVRE M.C., 1970 — Recherches sur l'ontogénie, l'organisation et les asques de quelques Pyrénolichens. *Rev. Bryol. et Lichénol.* 37 : 421-650.
- LETROUIT-GALINOU M.A., 1966 — Recherches sur l'ontogénie et l'anatomie comparées des apothécies de quelques Discolichens. *Rev. Bryol. et Lichénol.* 34 : 413-588.
- LUTTRELL E.S., 1951 — Taxonomy of the Pyrenomycetes. *Univ. of Missouri Studies* 24 : 120 p.
- PARGUEY-LEDUC A., 1966 & 1967 — Recherches sur l'ontogénie et l'anatomie comparées des ascocarpes des Pyrénomycètes Ascoculaires. *Ann. Sc. Nat. Bot.*, 12ème série, VII : 505-690 et VIII : 1-110.
- PARGUEY-LEDUC A., 1967-1973 — Recherches préliminaires sur l'ontogénie et l'anatomie comparées des ascocarpes des Pyrénomycètes Ascohyméniaux.
- I : Notions générales (1967 a). *Rev. de Mycol.* 32 : 57-68.
- II : Structure et développement des ascothécies (1967 b). *Rev. de Mycol.* 32 : 259-277.
- III : Les asques des Sordariales et leurs ascothécies, du type «*Diaporthe*» (1967 c). *Rev. de Mycol.* 32 : 369-407.
- IV : Les asques des Diatrypacées et leurs ascothécies, du type «*Eutypa*» (1970). *Rev. de Mycol.* 35 : 90-130.
- V : Les asques des Xylariales et leurs ascothécies, du type «*Xylaria*» (1972). *Rev. de Mycol.* 36 : 194-237.
- VI : Conclusions générales (1973). *Rev. de Mycol.* 37 : 60-82.
- SACHS J., 1874 — *Lehrbuch der Botanik* (4e édit.). Leipzig, Engelmann, 928 p.